出口博則*・荻沼一男**: ネズミノオゴケ(アオギヌゴケ科, 蘇類)の異常胞子四分子

Hironori Deguchi* & Kazuo Oginuma**: Unusual spore tetrads of *Myuroclada maximowiczii* (Boroszcz.) Steere et Schof.

ネズミノオゴケ Myuroclada maximowiczii (Boroszcz.) Steere & Schof. はアオギヌゴケ科 Brachytheciaceae に属し、単型属をなしている蘚である。日本および朝鮮半島、中国、シベリア、アラスカに分布することが知られており、日本では北海道から九州まで広く分布し、その垂直分布も海岸近くから中部地方では海抜 2,000 m 近くに広がっている (Horikawa 1972)。本種は雌雄異株であるためか、胞子体をつけた植物体を見つけることは比較的まれである。今回、胞子体形成期にある標本を得ることができたので、その減数分裂を観察してみると蘚苔類ではその報告の数がきわめて限られている異常な四分子形成が観察された。また、減数分裂時における染色体の不規則な種々の行動を観察することができた。本稿ではこれらについて記載的に報告する。なお、本種の細胞学的研究は既に M. concinna という学名で Kurita (1950)が配偶体の体細胞(雌雄の別は不明)で n=10 を、三宮(1955)が減数分裂の観察で $2n=11_{\Pi}$ を、また、Yano (1957) が雌の配偶体で n=11 を報告したものだけである。

材料および方法 材料は1988年10月16日,岡山県御津郡加茂川町水谷渓谷(旭川ダム西岸),海抜 150-200 m から得た標本を用いた (Deguchi no. 30850 in KOCH)。ポリエチレン袋に入れて持ち帰った標本から翌日,減数分裂期にあると思われた蒴を採取し,約 10° C に冷却した固定液(エタノール:クロロフォルム:酢酸=1:1:1)で固定した。固定した蒴から胞子母細胞を取り出し,これを1%の酢酸オルセインで染色した後、軽く圧して観察に用いた。

観察結果 ネズミノオゴケの減数分裂は、蒴が膨らみ、しかも蒴のどの部分も緑色である状態の時に観察できた。蒴の蓋がごく薄く黄色に着色したものでは既に減数分裂が完了して、四分子状態あるいは胞子になってしまっている。蒴内での分裂はほぼ同調しているが第一分裂中期のものが観察されたプレバラートでは、同時に前期の終わりの状態のものから第二分裂終期のものまで観察された。

大部分の胞子母細胞は Fig. 1 に示したような規則正しい分裂をして、胞子母細胞の

^{*} 高知大学 理学部生物学教室. Department of Biology, Faculty of Science, Kochi University, Akebonocho, Kochi-shi, Kochi 780.

^{***} 高知女子大学 保育短期大学部. College of Child Development, Kochi Women's University, Oharacho 132, Kochi-shi, Kochi 780.

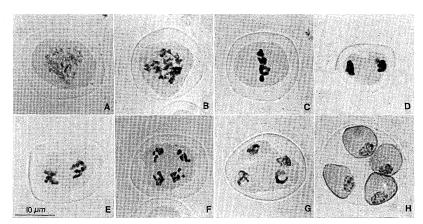


Fig. 1. Meiotic cell cycle of Myuroclada maximowiczii. A. Leptotene stage, with one large and one small heteropycnotic bodies. B. Diplotene stage. C. Metaphase-I. D. Anaphase-I~ telophase-I. E. Metaphase-II. F. Anaphase-II. G. Telophase-II. H. Spore tetrad.

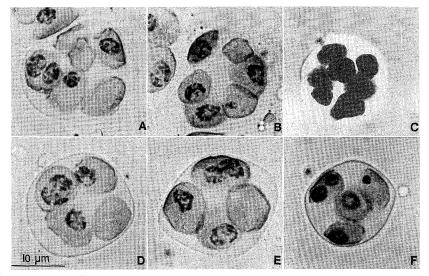


Fig. 2. Unusual "spore tetrads" of Myuroclada maximowiczii. A. Hexad, one spore with two nuclei and three enucleate spores of different size. B. Hexad, one spore with a micronucleus and one enucleate spore. C. Heptad. D. Tetrad, one spore with a large nucleus (upper left) and one enucleate spore (lower right). E. Tetrad, one spore with two nuclei and one enucleate spore. F. Tetrad, one spore with two nuclei and one spore with a micronucleus.

細胞壁に包まれた正常な 4 個の胞子が形成される。しかし、今回調べた20個の蒴の内の 2 個に、5 個以上の胞子が共通の胞子母細胞壁で包まれた状態のものが観察された(以下これを正常に 4 個の胞子からなる四分子と区別して "四分子"と表現する;Fig. 2A-C)。 その胞子の数は 5 個、6 個、7 個であった。この 2 個の 蒴に見られた "四分子"の出現頻度はそれぞれ34%、39%であった。この "四分子"には $1\sim 2$ 個のやや小型の胞子が混じっており、それには核が観察できなかった。他の胞子は通常の四分子の胞子とほぼ同じ大きさであったが、それにも核の見られないものがあったり(Fig. 2A)、著しく小さい核が見られるもの(Fig. 2B)、更に 2 個の核が存在するものが混在していた(Fig. 2A)。

これとは別に、一見通常の四分子を形成しているように見えるものでも、各胞子の核の数や大きさに変異が観察された(Fig. 2D-F)。その一つは、四分子の1個の胞子には核が観察できず、残り3個の有核の胞子の内の1個には、他の2個の胞子の核(長径4.3 μ m)と比較してかなり大きな核(長径6.2 μ m)が観察された(Fig. 2D)。この大型の核は2個の蒴で観察され、その出現頻度は4%と7%であった。また、1個の胞子には核が見られず、他の3個の有核胞子の1個には2個の核が含まれていた(Fig. 2E)。更に、四分子のどの胞子にも核が見られるが、1個の胞子の核が著しく小型であり、他の3個の内の1個にはやや大きさに差のある2個の核が存在しているのが観察された(Fig. 2F)。

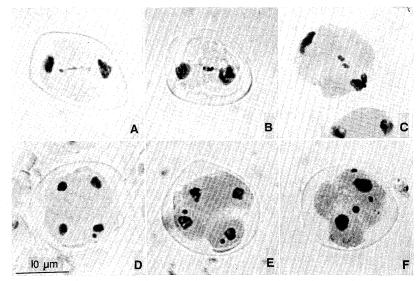


Fig. 3. Unusual meiotic stages of Myuroclada maximowiczii. A. Telophase-I, with a chromosome bridge. B-C. Telophase-I, with lagging chromosomes. D-F. Telophase-II, with micronuclei.

減数分裂期の観察の結果,Fig. 3 で示したような不規則な染色体の行動が 観察された。第一および 第二分裂後期ないし 終期にかけて 染色体橋(Fig. 3A)や遅滞染色体(Fig. 3B, C)が現れたり,小核(Fig. 3D-F)が形成されるのが観察された。このいずれかの状態が観察された細胞の出現頻度は蒴によって変異し,全く観察されないものから 1%, 30%, 35%, 43%のものがあった。

第一分裂中期で染色体数を算定できる胞子母細胞が得られたが、いずれも11個の二価染色体であった(Fig.4A)。ちなみに、今回観察に使った蒴をつけていた植物体(配偶体)の染色体数は n=11 であった(Fig.4B)。

考察 蘚類の異常な "四分子" 形成に 関する 報告は、 Dienemoloma pallidum で見られた巨大化した胞子母細胞に由来して生じた胞子について Ramsay (1973) のものしか知らない。そこでは 1 個の胞子母細胞から 5~8 個の胞子が形成され,8 個の場合、それらが同じ大きさの時と,不揃いになる場合のあることを報告している。この巨大化した胞子母細胞がどのようにして生じたかということに対して,これは通常の大きさの胞子母細胞が互いに接し,その接している部分で細胞壁の崩壊があり,その結果一方の細胞質が核あるいは染色体と共に他方の細胞に移動してできたもののようであるとしている。また,この途中の経過を示すような啞鈴形をした大型の細胞が通常の胞子母細胞に混じって見られると記載し,既に減数第二分裂終期の細胞質が他方のまだ第一分裂中期の細胞質に狭い接合部を経由して移動している状態のものや,まだ分裂を始めていない核を持つ細胞に第一分裂中期の染色体が移動しているもの,分裂を始めていない核を持つ細胞に第一分裂中期の染色体が移動しているもの,分裂を始めていない核が同じく分裂していない核に移動しているものを線画で示している。癒合した 2 個の細胞のそれぞれの核は融合することなく,またその分裂も同調していないと述べ,各核が独自に正常に減数分裂した場合は同じ大きさの 8 個の胞子が胞子母細胞壁内に生じるが,

多くの場合,分裂の同調しない 核間での干渉の結果5個や6個, 7個の胞子が生じるとしている。

今回観察したネズミノオゴケでの異常な"四分子"形成の場合は、通常の四分子と異常なものとの間には大きさの差が認められず、また、2個の胞子母細胞が癒合しているような細胞も観察されなかったことから、上記の Dicnemoloma の場合とは成因が異なっているように考えられる。一方、高等植物で報告

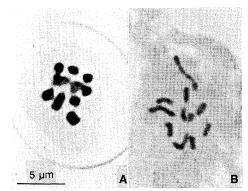


Fig. 4. Metaphase-I chromosomes of sporocyte (2n= 11π) (A) and metaphase chromosomes of female gametophore (n=11)(B).

された花粉形成異常の場合 (例: 吹田1939: ハマオモトの 5 分子, 6 分子を報告; 奥野 1942: $Begonia\ rex\ o5 \sim 11$ 分子を報告) の多分子形成はいずれも '残留染色体' や小核 の形成に起因していると考えられている。ネズミノオゴケでは形成された "四分子" は、その胞子の数の問題の他に、胞子に核が 2 個存在したり、核が見られない場合もあり、その成因は上記のいずれの場合とも異なっていると考える。しかし、その成因を追求するに足る観察は今回はできなかった。

外見上,通常の四分子の形態を呈している異常な四分子(Fig. 2D-F)について, Fig. 2D に見られる大型の核を持つ胞子および核の見られない胞子の存在から, これは第二分裂時に復旧核形成をした結果であると思われる。また, Fig. 2E, F のものは復旧核形成に至らず, 2核共存の胞子となってしまったものである。更に, Fig. 2F では1個の胞子は小核を持っているが,それだけで通常の大きさの胞子を作っている。異常な胞子形成の結果生ずる小型の胞子は不稔であるとされているが,ここで見られたように,正常な胞子と同じ大きさの胞子であっても,核が見られなかったり,あるいは小核しかなかったりして,不稔となる胞子が存在することを明瞭に示している。

減数第一分裂終期に観察された遅滞染色体は、今回の観察では小核を形成し、それらが単独で、あるいは他の核(見かけ上通常の胞子の核と同じ大きさの核)と共に胞子の核となっているようである。高等植物の小胞子形成時に現れる小核がしばしば小型で不稔の小胞子を形成することはよく知られているが、今回観察したネズミノオゴケの場合では、小核が単独で胞子を形成しても、その胞子が小型化せず、正常な胞子の大きさにあることが特異な点である。

本稿をまとめるにあたり有益な助言を賜った九州東海大学の井上覚先生に、また、英文の校閲を賜ったカナダ、ブリティシュコロンビア大学の W.B. Schofield 教授に感謝の意を表する。

引用文献

Horikawa, Y. 1972. Atlas of the Japanese Flora, an introduction to plant sociology of East Asia. 500 pp., Gakken Co., Tokyo. 栗田正秀 1950. 蘚類数種の染色体数. 染色体 7: 300. 奥野 俊 1942. Begonia Rex の異常減数分裂に就いて. 遺伝学雑誌 18: 70-71. Ramsay, H.P. 1973. Unusual sporocytes in Dicnemoloma pallidum (Hook.) Wijk & Marg. Bryologist 76: 178-182. 三宮正信 1955. 蘚類の染色体研究. I. 服部植物研究所報告 15: 114-118. 吹田信英 1939. Crinum 花粉形成の異常、遺伝学雑誌 15: 209-224. Yano, K. 1957. Cytological studies on Japanese mosses II. Hypnobryales. Mem. Takada Branch, Niigata Univ. 1: 85-127.

Summary

Unusual "spore tetrads" were observed for Myuroclada maximowiczii (Boroszcz.) Steere & Schof. in a single gathering from Okayama Pref., Japan. They include two cases related to the number of spores formed from a single sporocyte. The first case concerns polyads with 5-7 spores. Some hexads contain one binucleate spore, two one-nucleate spores of equal size equivalent to the size of normal spore, and three enucleate spores of unequal size, and some other hexads that contain one micronucleate spore, and one enucleate spore of smaller size than other five one-nucleate spores. The second case concerns tetrads with 4 spores of equal size. Some spore tetrads contain one binucleate or a spore with a much larger nucleus appearing to be a restituted nucleus and one enucleate spore or micronucleate spore. Some other spore tetrads contain spores with an additional micronucleus. The frequency of occurrence of polyads is 34% and 39% in the two capsules where polyads were observed. Meiotic division was also examined. There were noted a chromosome bridge and lagging at telophase-I and micronuclei at telophase-II. The frequency of any irregular behavior of chromosomes is 1%, 30%, 35%, 45% in capsules where such irregular behavior was observed. Polyads found in M. maximowiczii seem to be derived from unusual divisions of the sporocyte, for which detail is unknown. They differ in origin from the polyads of Dicnemoloma pallidum that are formed by the fusion of two sporocytes, and independent, unsynchronized meiotic division of the two nuclei within a common cell wall (Ramsay 1973).

[□] Blundell, M.: Collins guide to the flowers of East Africa 464 pp. 1987. W. Collins Sons, London. £12.95. カラー写真が175頁を占める。写真は見映えのする花のクローズアップに限定されており、葉などの vegetative な部分もほしいが、こういう地域のなじみのない種を通覧するには小型本なので便利である。雑草的なものも多く、スイカズラものっている。 (金井弘夫)